第38卷 第1期 昆 虫 学 报 Vol. 38, No. 1
1995年2月 ACTA ENTOMOLOGICA SINICA Feb., 1995

大豆蚜触角嗅觉感器结构及其功能*

杜永均 严福顺 唐 觉**
(中国科学院动物研究所 北京 100080)

摘要 采用扫描电镜观察大豆蚜 *Aphis glycines* 各型触角上嗅觉感器的细微结构，结合触角电位记录，发现大豆蚜有翅孤雌生殖蚜对萜烯衍生物的感受部位在第6节原生感器上，而萜烯烃类则在第5节原生感器上，两原生感器都对绿叶气味和芳香类起嗅觉反应。末端2节上还有其它化学感器对植物气味起反应。因此，各型对植物气味的感觉部位在末端2节上。各型对报警信息素的作用部位主要在第6节原生感器上，无翅型第5节原生感器和有翅型第3节次生感器也有一定的感觉能力。

关键词 大豆蚜，嗅觉感器，触角电位，嗅觉部位，蚜虫信息素，植物挥发性物质

有关蚜虫触角感器的显微结构的报道已有很多[1~5]。但是，这些工作都是单纯的形态结构描述。

早期的工作是通过切除感器的方法，从行为上来研究蚜虫对报警信息素[6]和性信息素[7, 8]的行为反应。Bromley 等[9]首次利用单感器记录测定了莴苣蚜 *Nasonovia ribis nigri* 第5和第6节的原生感器 (primary rhinarium) 对70多种植物挥发性次生物质的不同嗅觉反应。Dawson 等[10,11]利用单细胞记录法记录了蚕豆修尾蚜 *Megoura viciae* 和 *Schizaphis graminum* 触角上的次生感器 (secondary rhinarium) 对性信息素假荆芥内醇 (nepetalactol) 和假荆芥内酯 (nepetalactone) 的嗅觉反应。Dawson 等[12]还利用单细胞记录了萝卜蚜 *Lipaphis erysimi* 原生感器对报警信息素的嗅觉反应。这些工作使我们对蚜虫触角感器的功能有了一定的了解。但是，回顾过去对少数蚜虫触角嗅觉感器及其功能的研究，不难发现我们对此还缺少全面的认识。我们已研究了大豆蚜 *Aphis glycines* 对植物气味的嗅觉反应及其寄主植物气味组成（另发表），为了更进一步弄清大豆蚜的嗅觉感受特点，有助于探索蚜虫嗅觉机理，本文对大豆蚜各型触角感器的细微结构及其功能作一更详细的研究。

1 材料和方法

1.1 实验昆虫

大豆蚜于春季采自北京市郊清河镇附近的鼠李 *Rhamnus davurica* 上。在室内大豆 *Glycine max* 植株(矮脚早，浙江上虞)饲养，温度及光照为室内自然条件。

* 国家自然科学基金资助项目。
** 浙江农业大学植物保护系，杭州，310029。
本文于1993年4月收到。

1.2 化学试剂

1.2.1 植物挥发性次生化合物标样购自 Roth 和 Fluka 两公司，为95%—99%纯度。(反)-β-法尼烯(EBF)为合成产品，中国科学院动物研究所张钟宁教授提供。

1.2.2 电生理实验用 Kaissling 溶液试剂均系北京化学试剂厂出品，分析纯级。

1.3 电镜观察

1.3.1 样品制作 3%戊二醛固定蚜虫24 h，用 pH 7.2 的磷酸缓冲液漂洗三次，然后用导电液(1%KI)处理，用重蒸水洗。自然干燥后喷金。

1.3.2 在日立 H-3010 扫描电镜上观察。加速电压为20kV。

1.4 触角电位记录

测定前先将蚜虫自前胸与中后胸之间切下头胸部，除去前足及一条触角。将另一条触角切除顶端后备用。参考电极插入蚜虫的触角基部，记录电极套在触角顶端。玻璃电极由垂直毛细管拉制器(KOPF 720)拉成，毛细管内径2mm，玻璃电极内灌入适量的 Kaissling 溶液，后者的配方是：葡萄糖(354mmol/L)、氯化钙(1mmol/L)、磷酸二氢钾(20mmol/L)、氯化钾(6.4mmol/L)、氯化镁(12mmol/L)、氯化钠(12mmol/L)和氢氧化钾(9.6mmol/L)，pH值6.5[13]。玻璃电极中通入直径为0.2mm的银-氯化银电极并连接微电极交/直流放大器(Nihon, Kohden, MEZ-7101)、后置放大器(南京电生理仪器厂，FzG-1A)、示波器(Hameg, HM-203-6)和记录仪(Gould, Recorder 220)[13,14]。

实验中为了减少化学物质的挥发，每种试剂都溶于石蜡油中，大豆蚜各型对石蜡油没有反应，除浓度剂量反应外，所有测试物的浓度为1%体积比，远高于大豆蚜对植物气味的感觉阈值(另发表，为10^{-4}或10^{-5}体积比浓度)。每次吸 25μl 配好的溶液均匀地滴于$6\times0.5cm^2$的滤纸上，并放入滴管中，滴管末端连接气体刺激控制装置，顶端插入具连续气流的玻璃管壁上的小孔中。连续气流的流量为80ml/min 对准蚜虫触角刺激，每次刺激时间为0.2 s。每次刺激时间间隔为30 s 以上。重复6次(测试6条触角)。

2 结果和分析

2.1 形态结构

电镜(SEM)观察表明，大豆蚜的触角与其它许多蚜虫相类似，在第5节和第6节上分别分布有原生感器，第5节上的原生感器是一个大的板状感器(sensillum placodeum)。第6节上的原生感器由2个板状感器和4个腔状感器(s. coeloconicum)组成。原生感器在大豆蚜的各型成蚜和若蚜中都存在(图版 I:1,3)。这些感器的四周具有表皮的指形突组成的缘毛毛边。这些毛边是起保护筛的作用[3]，用以防止不需要的颗粒进入。

有翅型在第3节上具有次生感器(图版 I:5)。这一点与无翅型孤雌生殖蚜和若蚜不同，后者没有这样的次生感器。秋季的有翅性母蚜具有比有翅型孤雌生殖蚜更多的次生感器，这些次生感觉器的直径约13μm。有翅雄蚜则更多，第4节和第5节上也有大量的次生感器存在(图版 I:6)。次生感觉器单个或成对(图版 I:7)分布。次生感器也是板状感器，与第5节上的原生感器相类似，但四周缺少精细的毛边。

大豆蚜触角顶端长有4根粗壮的钝毛(图版 I:2)，每根毛直径0.83um，长度约1μm。当蚜虫在植物表面行走时，常常用其触角向前以及向下运动，这些毛状感器(s. trichode-

um）常与植物表面接触。已经有电生理记录表明这些毛状感器在蚜虫寄主选择过程中起味觉作用，用来感知植物表面的化学成分。也有报道，触角运动与蚜虫的针刺活动有关[15,16]。

2.2 大豆蚜嗅觉感器的功能

2.2.1 对报警信息素的作用部位

大豆蚜的有翅型孤雌生殖蚜、无翅型孤雌生殖蚜和有翅 4 龄若蚜对(反)-β-法尼烯的 EAG 反应值见图 1。

从图中可知，大豆蚜的有翅型和无翅型孤雌生殖蚜对（反)-β-法尼烯的 EAG 反应相差无几。而且，有翅 4 龄若蚜与成蚜之间的差距也不大。可是，有翅 4 龄若蚜对顺-3-己烯-1-醇的 EAG 反应较低，仅为 0.087 ± 0.032mV(n = 6)，与成蚜之间的差距较大。后者在同一时期的测定值为 0.215 ± 0.054mV(n=6)。所以，通过这些数据的比较可知大豆蚜各型成蚜及其若蚜中存在对报警信息素比较专一的嗅觉受体。

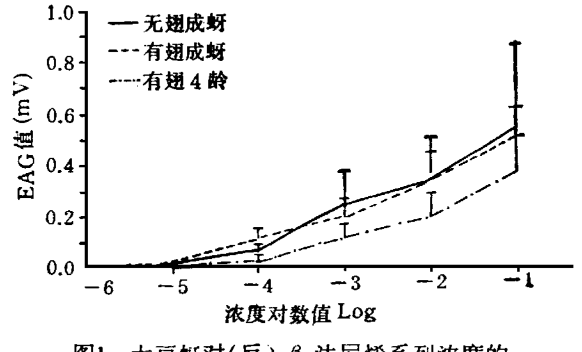


图1 大豆蚜对(反)-β-法尼烯系列浓度的平均 EAG 反应

当用记录电极的毛细管头把第 6 节上的原生感器盖住时，有翅型孤雌生殖蚜对 EBF 的 EAG 反应值下降 $74.4 \pm 10.9\%$ (EBF 浓度为 10^{-1}V/V) 和 $80 \pm 8.7\%$ (10^{-2}V/V)，而无翅型孤雌生殖蚜对 EBF 的 EAG 反应值下降 $88.8 \pm 10.7\%$(10^{-1}V/V) 和 $96.8 \pm 4.6\%$ (10^{-2}V/V)。对于有翅型孤雌生殖蚜，盖住第 5 节上的原生感器，甚至整个第 5 节、第 4 节都未使余下的部分消失，而只有当第 3 节上的次生感器被全部盖住时，其 EAG 反应才完全消失。而对于无翅型孤雌生殖蚜，当盖住第 5 节上的原生感器时即全部消失。

以上结果可以确定，第 6 节上的原生感器是最重要的对(反)-β-法尼烯起反应的嗅觉受体部位。而有翅型孤雌生殖蚜第 3 节上的次生感器具有一定的 EBF 感受的能力。无翅型孤雌生殖蚜第 5 节上的原生感器具有微弱的 EBF 感受能力。另外，上面的数据还说明，第 3 节上的次生感器和第 5 节上的原生感器对高浓度 EBF 反应更强一些，由此推知，它们的一些感觉细胞的感觉阈值较高。

比较有翅 4 龄若蚜与成蚜对 EBF 的嗅觉反应差异可以知道，两者对 EBF 反应的差异是由于有翅 4 龄若蚜第 3 节上缺少次生感觉器。这样，也从另一个侧面说明，至少是有翅 4 龄若蚜对报警信息素反应的嗅觉受体与成蚜在嗅觉反应敏感性上没有明显的差异，而对植物挥发性次生化合物反应的嗅觉受体与成蚜在嗅觉反应敏感性上有明显的差异。

2.2.2 对植物挥发性次生化合物的作用部位

当用记录电极的毛细管头盖住有翅型孤雌生殖蚜第 6 节上的原生感器时，对以下一些化合物的 EAG 反应降为零：里那醇、橙化醇、香叶醇、法尼烯乙酸酯、α-戊酮、(±)-β-香茅醇、里那酯及萜品醇，说明第 6 节上的原生感器是感受这些化合物的嗅觉受体部位。

同时，另几种化合物的 EAG 反应没有变化，这些化合物包括香叶烯、β-蒎烯、α-蒎烯、R(+)-柠檬烯和(+)-萜萜烯，而当用记录电极的毛细管头盖住第 5 节上的原生感器时，对这些化合物的反应也降为零。显然，这些化合物的嗅觉受体部位在第 5 节上的原生感器中。

以上可以得出结论，大豆蚜感觉萜烯类化合物的嗅觉受体位于第 5 节和第 6 节的原生感器上(表 1)。

表 1　大豆蚜有翅孤雌生殖蚜第 5 节和第 6 节原生感器上感受的萜烯化合物

原生感器位置	第　5　节	第　6　节
化合物	香叶烯、β-蒎烯、α-蒎烯、R(+)-柠檬烯、(+)-萜萜烯	(±)里那醇、橙化醇、法尼烯乙酸酯、香叶醇、α-戊酮、(±)-β-香茅醇、里那酯、萜品醇

在所测试的 39 种化合物中，除了上面这些化合物之外，另一些化合物既可被第 5 节上的原生感器所感受，又可为第 6 节上的原生感觉器所感受。这些化合物是一些 6、7 个碳原子的饱和和不饱和的醇、醛、酯及其衍生物，即绿叶气味和芳香类化合物(表 2)。

表 2　大豆蚜有翅孤雌生殖蚜第 5 节和第 6 节原生感器对绿叶气味和芳香化合物嗅觉反应强度的百分比(重复 6 次)

绿叶气味和芳香化合物	嗅觉反应强度的百分比	
	在第 5 节原生感器上	在第 6 节原生感器上
正戊醇	52.5±5.0	47.5±5.0
正己醇	47.8±6.7	52.5±6.7
正庚醇	40.3±10.2	59.7±10.2
正壬醇	34.4±3.3	65.6±3.3
正癸醇	13.1±10.1	86.9±10.1
顺-2-己烯-1-醇	79.9±10.3	20.1±10.3
反-2-己烯-1-醇	68.0±5.8	32.0±5.8
顺-3-己烯-1-醇	47.5±11.7	52.5±11.7
反-2-己烯-1-醇	61.3±14.5	38.7±14.5
苯甲醛	56.8±7.4	43.2±7.4
苯乙酸酯	48.1±2.2	51.9±2.2
顺-3-己烯乙酸酯	75.8±22.1	24.2±22.1
2-乙酸苯乙酯	34.3±5.8	65.7±5.8

对于化合物 1-辛烯-3-醇，在盖住第 6 节上的原生感器时，EAG 反应下降 38±19.3%，但当盖住整个第 6 节时，EAG 反应消失。由此表明，除原生感器外，还有其它感觉器对 1-辛烯-3-醇起嗅觉识别作用。然而经电镜观察，在第 6 节上，除原生感器外，只发现一些毛状感器，直径 0.7μm 左右，和一小板状感器，直径 0.6μm (图版 I:1)，是否是它们对 1-辛烯-3-醇起嗅觉反应，尚缺少直接的电生理证据。

对于已醛和反-2-己烯醛，在盖住第 6 节和第 5 节上的原生感器之后，EAG 反应仅下降 20% 和 30%，直到盖住第 5 节的近基 1/3 处时才消失。这说明，除此之外，在第 5 节上的近基 1/3 处至原生感器之间还存在其它化学感器感受已醛和反-2-己烯醛。但是 电

镜观察除了见到一毛状感器(直径 1μm)及另一很小的单一板状感器（直径 0.8μm）之外(图版 I:4),未发现有其它感器存在。可能是这些化学感觉器感受这两种化合物。但鉴于目前的条件,还缺少直接的电生理证据。

另一方面,在实验中还发现这些感器对己醛、反-2-己烯醛以及 1-辛烯-3-醇的 EAG 反应的恢复时间很长,说明这些特异性化合物与嗅觉受体的亲和性很强。

从浓度剂量反应曲线可以知道,里那醇和香叶醇以及顺-2-己烯-1-醇、反-2-已烯-1-醇、1-己醇、1-庚醇和苯乙酯的曲线相似,这与本文内容吻合,即它们分别存在相似的嗅觉受体机制。而 1-己醛和反-2-己烯醛则与它们不一样。

(-)-反-石竹萜烯在大豆蚜触角上的作用部位位于第 3 节上。它是反-β-法尼烯的抑制物[11]。EBF 有一部分的作用部位也在第 3 节上。

无翅型与有翅型孤雌生殖蚜各嗅觉感器对植物挥发性次生化合物的嗅觉反应存在一定的差异。无翅型孤雌生殖蚜第 5 节上的原生感器对香叶醇、橙化醇、里那醇等化合物也有反应,第 5 节近基处上的感器对 1-庚醇也有一定反应。

3 讨论

蚜虫的感觉系统与其它个体大小相似的昆虫相比并不复杂，进化上的特化省略了除最基本的感器之外的所有感器，只留给蚜虫有限的不同感觉结构以满足通常的需要——视觉、飞行调控、内感觉、触觉和嗅觉[15]。本实验结果也证实了大豆蚜触角上的嗅觉感器着生部位有利于感受外界环境中的气味刺激。同时,其嗅觉感器的分工也比较明确,这样可以确保各型都能利用嗅觉线索区别寄主植物和非寄主植物。

大豆蚜有翅型孤雌生殖蚜触角第 3 节上的次生感器并未对绿叶气味以及极大部分萜烯化合物起嗅觉反应,在所测试化合物中只有(-)-反-石竹萜烯引起反应。因此，作者推测它在大豆蚜对寄主植物的远距离嗅觉定向中是不起作用的。另外，比较大豆蚜各型的嗅觉感器及其生物学可以推知,雄蚜在第 3、4 和第 5 节上增加的大量次生感器是用于感受雌性蚜分泌的性信息素(图版 I:5,6)。

由于本工作是采用 EAG 技术来分析的,因此有一定的局限性,难以为我们提供更多的信息，进一步的工作应利用单细胞记录（SCR）技术分析各受体细胞对各化合物的感受反应。因此，本工作将为进一步研究大豆蚜对蚜虫信息素和植物气味的嗅觉编码打下基础。

致谢　承蒙钦俊德教授、钟香臣教授和刘珣教授审阅初稿,谨此致谢。

参　考　文　献

1 Slifer, E.H., S.S. Sekhon, A.D. Lees. The sense organs on the antennal flagellum of aphids (Homoptera), with special reference to the plate organs. Q.J. Microsc. Sci. 1964, **105**: 21—26.
2 Shambaugh, G. F., J. L. Frazier, A.E. Castell, L.B. Coons. Antennal sensilla of aphids (Homoptera: Aphididae). Int J. Insect Morph. Embryol. 1978, **7**: 389—404.
3 Dunn, J.A. Antennal sensilla of vegetable aphids. Entomol. Exp. Appl. 1978, **24**:348—349.
4 Bromley, A.K., J.A. Dunn, M. Anderson. Ultrastructure of the antennal sensilla of aphids. I, Coeloconic and placo d sensilla. Cell Tissue Res. 1979, **203**: 427—442.
5 Bromley, A. K., J.A. Dunn, M. Anderson. Ultrastructure of the antennal sensilla of aphids. II,

Trichoid, chorodotonal and campaniform sensilla. Cell Tissue Res. 1980, **205**: 493—511.
6 Nault, L.R., L.J. Edwards, W. E. Styer. Aphid alarm pheromones: secretion and reception. Environ. Ent. 1973, **2**: 101—105.
7 Pettersson, J. A. aphid sex attractant. I, Biological studies. Entomol. Scand. 1971, **1**:63—73.
8 Marsh, D. Responses of male aphids to the female sex pheromone in *Megoura veciae* Buckton. J. Ent. (A). 1975, **50**: 43—64.
9 Bromley, A.K., M. Anderson, An electrophysiological study of olfaction in the aphid *Nasonovia ribis nigri*. Entomol. Exp. Appl. 1982, **32**: 101—110.
10 Dawson, G.W., D.C. Griffiths, N.F. Jones, *et al*. Identification of an aphid sex pheromone. Nature 1987, **325**:614—616.
11 Dawson, G.W., D.C. Griffiths, L.A. Merritt, *et al*. Aphid semiochemicals:a review and recent advances on the sex pheromone. J.Chem. Ecol. 1990, **16**: 3019—3030.
12 Dawson, G.W., D.C. Griffiths, J.A. Pickett, *et al*. Plant-derived synergists of the alarm pheromone from the turnip aphid, *Lipaphis erysimi* (Homoptera, Aphididae). J.Chem. Ecol. 1987, **13**:1663—71.
13 Visser, J.H. Electroantennogram responses of the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* to plant volatiles. Entomol. Exp. Appl. 1979, **25**: 86—97.
14 Yan Fu-shun, Du Yong-jun, Han Xin-li. A comparative study on the electroantenogram responses of three aphid species to plant volatiles. Entomologia Sinica, 1994, **1**(1), pp. 53—66.
15 Hardie, J., M.Holyoak, N.J. Taylor, *et al*. The combination of electronic monitoring and video-assisted observations of plant penetration by aphid and behavioral effects of polygodial. Entomol. Exp. Appl. 1992, **62**: 233—9.
16 Anderson, M. & A.K. Bromley. Sensory system In: Aphids, Their Biology, Natural Enemy and Control. eds. by Minks, A.K. & Harrewijn, P. Vol. A. Elsevier, Amsterdam. 1987, 153—162.

STRUCTURE AND FUNCTION OF OLFACTORY SENSILLA ON THE ANTENNAE OF SOYBEAN APHIDS, *APHIS GLYCINES*

DU YONGJUN　YAN FUSHUN　TANG JUE*
(*Institute of Zoology, Academia Sinica Beijing* 100080)

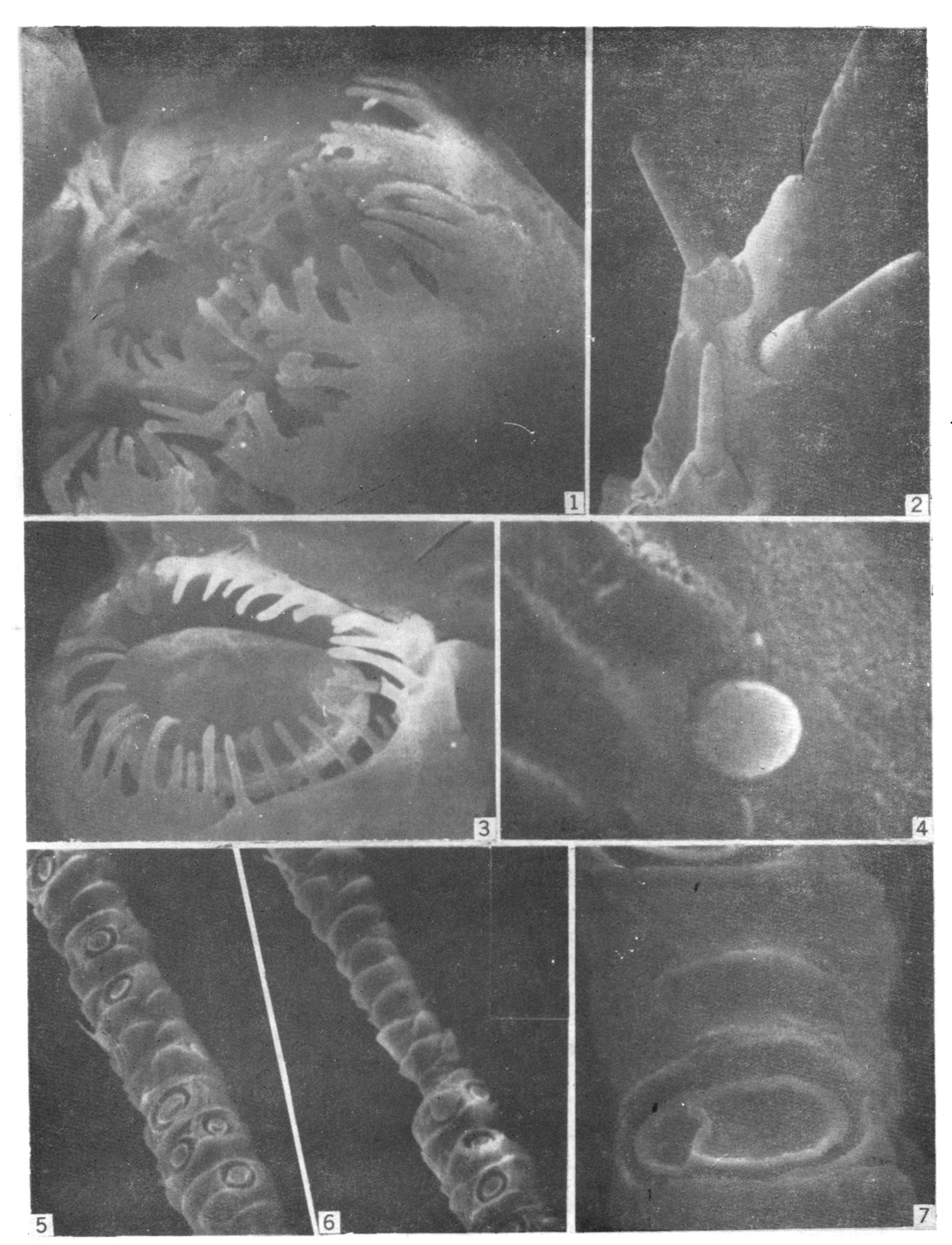
Abstract Observation were made on the morphology of antennal sensilla of *Aphis glycines* using scanning electron microscopy. Apterae have antennal sensilla similar to those of the alatae. A group of four, stout and often blunt-ended hairs appear at the tip of the antenna. A flattened sense organ (primary rhinarium) is located on the fifth antennal segment and that on the sixth segment there are four sensilla coeloconica and two sensilla placodea. They are ringed with a fringe of cuticle of which the finger-like extensions might function as a protective sieve against the entry of undesirable particles. Secondary rhinaria consist of sensilla placoidea resembling that on the fifth antennal segment, but without the elaborate fringe. Alatae differ even more markedly from apterae by possession of several to many secondary rhinaria on the flagellum. There were many secondary rhinaria on the third and the fourth, even the fifth segment in male *A. glycines*.

The olfactory site of tested chemicals were analyszed by making use of EAG technique. It is demonstrated that primary rhinarium on the sixth antennal segment in alate virginoparae responds to terpene derivatives (their alcohols, aldehydes and esters), but not to terpene hydrocarbons, while the rhinarium on the fifth segment responds to terpene hydrocarbons and not to terpene derivatives. Green leaf volatiles and aromatic compounds were perceived by primary rhinaria on both segments, but the intensities of olfactory responses to the chemicals in each rhinarium are different. Besides the primary rhinaria on the two segments, receptor cells which responded strongly to (E)-2-hexenal and 1-hexanal were found on other sensilla, which might be the trichodea (1μm) and the small placodea (0.8μm) on the fifth segment. However, there was no direct electrophysiological evidence for it. Primary rhinarium on the sixth segment consists of main olfactory receptors for 3-octen-1-ol; moreover, trichodeum and small placodeum on the some segment might also contribute to the sensory response to 3-octen-1-ol. Primary rhinarium on the sixth segment was proved to be the sensory site for (E)-β-farnesene in alate and apterous virgenoparae. Caryophyllene, which is an inhibitor of alarming pheromone, and (E)-β-farnesene could evoke a weak response in the secondary rhinaria on the third segment, and the primary rhinarium in apterous virginoparae.

Key words *Aphis glycines*, olfactory sensillum, electroantennogram, olfactory site, aphid pheromone, plant volatiles

---

* *Zhejiang Agricutural University, Hangzhou* 310029



1.大豆蚜无翅成蚜第6节原生感觉器×5800； 2.大豆蚜无翅成蚜触角顶端的毛状感觉器×5600； 3.大豆蚜有翅成蚜第5节原生感觉器×4800； 4.大豆蚜有翅成蚜第5节的一小板状感觉器×22000； 5.大豆蚜雄蚜第3节上的次生感觉器×720； 6.大豆蚜雄蚜第5节上的次生感觉器×720； 7.大豆蚜雄蚜第3节上的次生感觉器×2200。